

栗田子郎*: ハコネオオクジャクの生活史

Siro KURITA*: Life history of *Dryopteris* × *hakonecola* Kurata

ハコネオオクジャク (*D.* × *hakonecola*) は倉田 (1958) によりオクマワラビ (*D.* *uniformis*) とオオクジャクシダ (*D. dickinsii*) との交雑により生じた雑種であるとして記載されたものである。

推定された親の一方であるオクマワラビは $2n=164$ のテトラプロイドで、1 個の胞子のう内に 64 個の胞子を形成する (Kurita, 1962; Mitui, 1966; Hirabayashi, 1967)。この胞子は 87~95% の高率で発芽し (Shimura, 1962)、成熟した配偶体は典型的な心臓形となり、造精器と造卵器をつけ有性生殖による胚を形成する (Momose, 1967)。

もう一方の親とされたオオクジャクシダは $2n=82$ のディプロイドであるがいわゆるアポメイオシスをおこなう。つまり 1 個の胞子のう内に $4n$ の核を持つ胞子母細胞が 8 個形成され 32 個の $2n$ の胞子となる (Kurita, 1965; Mitui, 1965; Hirabayashi, 1969)。配偶体は通常無性的に胚を形成するが、少数の造卵器も形成される (Momose, 1967)。

雑種とされたハコネオオクジャクの減数分裂は Hirabayashi (1969) が観察しており、第一分裂の中期において $[32\text{II}+100\text{I}]$ の染色体構成を報告し、 $2n=164$ の不稔性のテトラプロイドだとした。この事実はハコネオオクジャクが交雑により生じたとする推定をうらづけるものである。しかし一方では、ハコネオオクジャクの胞子はその 18~36% もが発芽し得るとする Shimura (1962) の報告もあった。

さて、筆者は 1974 年の冬に、一株のハコネオオクジャクが栽培されている圃場で、この株から 3m ほど離れた場所にこのシダの幼植物体をみつけた。これは胞子から生じたものとはしか考えられなかったので、あらためてこの雑種とされるシダの生活史をしらべてみた。以下はその結果である。

材料と方法 材料は 1963 年に志村義雄氏からゆずり受け栽培している御殿場産のハコネオオクジャクである。

いろいろな生育段階の胞子のう群を酢酸アルコールで固定し、胞子のうだけを取りだし、通常の押しつぶし法を用いて胞子形成過程を観察した。走査電子顕微鏡による胞子外膜の観察にさいしては、金被覆法と、15 キロボルトの加速電圧を用いた。配偶体の観察のためには、10 倍に希釈したクノープ液に 0.2% 寒天を加えた培地を直径 9 cm のペトリ皿にとり、これに胞子をまき、直射光の当たらない窓ぎわに設置し $20^{\circ}\text{C}\sim 25^{\circ}\text{C}$ に調節したインキュベーター内で培養をおこなった。形成された造胞体は第 3 葉が伸展する

* 千葉大学理学部生物学教室。Laboratory of Phylogenetic Botany, Faculty of Science, Chiba University, Chiba.

段階で、赤玉土を入れた素焼の小鉢に移植した。

結果と考察 ハコネオオクジャクの一個体内における孢子形成様式は、16-SMC 型、8-SMC 型および両者の中間の 9~15-SMC 型の三つの型に分けることができる。

〈16-SMC 型〉 有性生殖をするオクマワラビなどと同様に、胞原細胞が 4 回分裂し、一つの孢子のうにつき 16 個の $2n$ の SMC が形成される。しかし、減数分裂が正常に進行せず、第一分裂前期から中期にかけて 2 価染色体のほか多数の 1 価染色体や多価染色体が現れる (図 1. 4)。したがって、後期における染色体の分離は不規則で、核内容に差のある 2 分子が形成される。また、第二分裂においても遅退する染色体があるので、これらの結果しばしば小核が形成される。そのため、分裂の終りには 4 分子のほか 5 分子や 6 分子などが形成されるし、細胞質体が 2 分しきれないことによるシャム双生児的な奇形の孢子も生ずる。したがって、一つの孢子のう内の孢子の数は 64 個前後となり、その大きさも大小さまざまである (図 1. 5)。

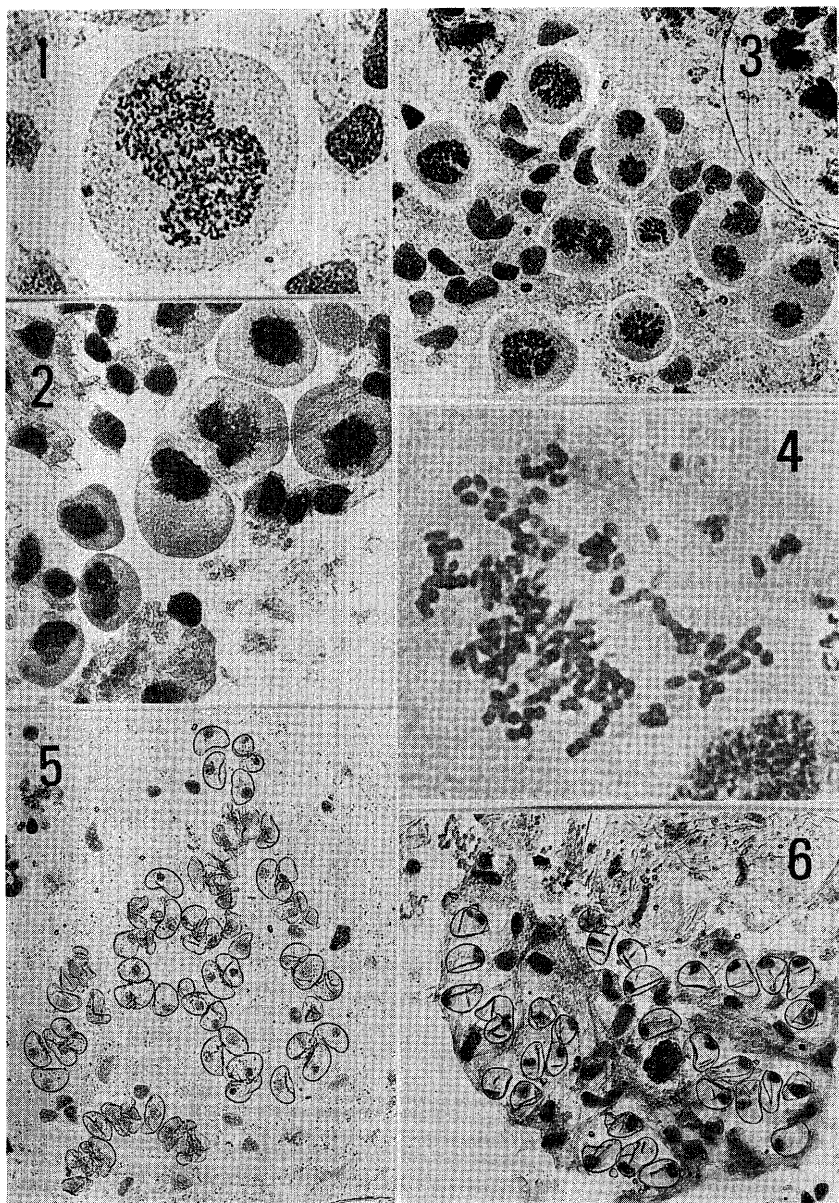
〈8-SMC 型〉 この型では胞原細胞の第 4 回目の分裂が不完全で、 $4n$ の復旧核を持った 8 個の SMC が形成される。つまり、SMC になる直前の分裂においてつくられた 2 核は細胞板でしきられることなく、前期核様のゆるんだ状態のままで融合して大きな一つの核となるのである (図 1. 1)。こうして生じた $4n$ の SMC は $2n$ の SMC よりはるかに大きいので容易に識別しうる (図 1. 2)。この複二倍核を持つ SMC は正常な減数分裂をおこない、第一分裂の前~中期においては 164 個の 2 価染色体が観察される (図 2)。このようにして 8 個の SMC から 32 個の $2n$ 核を持った孢子が形成される (図 1. 6; 図 3)。

〈9~15-SMC 型〉 これは前述した二つの型の中間型であり、いくつかの細胞が不完全な復旧核形成をした場合におこなわれる様式である。図 1. 3 はこの一例で、第一分裂の中期~後期であるが、大きさのそろった 7 個の細胞は $4n$ となれたものであり、残りの中・小二つの細胞は復旧核形成に失敗したものと考えられる。同一孢子のう内に含まれる母細胞の大きさが異なり、数も 9~15 であるものがこの型である。形成される孢子細胞数も 32 と 64 の間で奇形となるものが多い。

ハコネオオクジャクにおいてこれら三つの型のそれぞれが出現する頻度をみると、16-SMC 型が最も高く約 80% に達し、ついで 9~15-SMC 型である。8-SMC 型はごくまれで 2% 以下であった。

有性生殖をもつばらとしている種間に形成された雑種の孢子形成様式は一般に 16-SMC 型で、不稔性の孢子しか生じないが、有性生殖種と真正無配生殖種との間に形成された雑種は稔性のある孢子をかなり生ずる (Walker, 1962)。これからみて、ハコネオオクジャクがオクマワラビとオオクジャクシダの雑種である可能性はかなりある。

一方、真正無配生殖をするオニヤブソテツ、イワヘゴ、*Dryopteris borreri* などのシダの孢子形成過程にもハコネオオクジャクにみられたそれと類似の型が存在すること



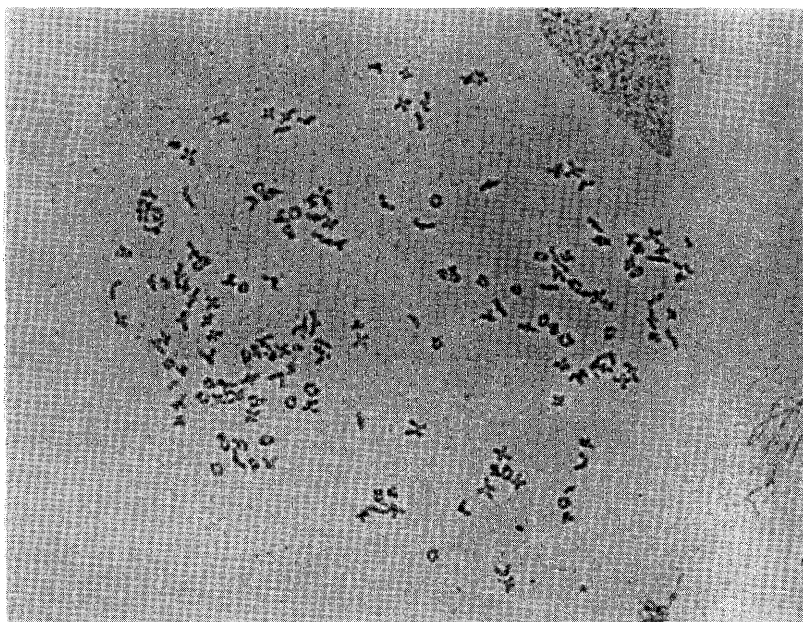


Fig. 2. A spore mother cell of 8-SMC type sporangium at diakinesis, showing 164 bivalent chromosomes.

は、すでに Manton (1950) により明らかにされていた。彼女は上述したそれぞれに相当する型を“Developmental type”の1, 2, および3としている。しかしながら、Manton (1950) の type 2 における複旧核形成は、後期に入る前におこる。また type 3 は複旧核が減数分裂直前に、不規則な無糸分裂をするためだと解釈している。日本産の無配生殖種に関しては、オオヒメワラビ、オオヒメワラビモドキ、ミヤマワラビ (Kanamori, 1971)、ナチクジャク、マルバペニンダ (Hirabayashi, 1974) などにもこの3型の存在が示唆されている。Kurita (1967) もナチクジャクにおいて16-SMC型と8-SMC型の混在を報告しているが、これらの種ではハコネオオクジャクの場合と異なり、8-SMC型の頻度が16-SMC型のそれよりはるかに高い。ヒマラヤ産の *Diplazium stenochlamys* は8-SMC型の出現頻度が低いものの例であるが、それでも16-SMC型が50%どまりである (Bir, 1971)。

Fig. 1. Sporogenesis of *D. × hakonecola*. 1. Formation of restitutive nucleus. 2. Two types of SMC in a sorus. 3. Nine spore mother cells at the first meiotic division from 9-15-SMC type sporangia. 4. A spore mother cell of 16-celled sporangium. The first meiotic metaphase, showing multivalents, bivalents and univalents. 5. Young spores in a 16-SMC type sporangium. 6. Young diplospores in a 8-SMC type sporangium.

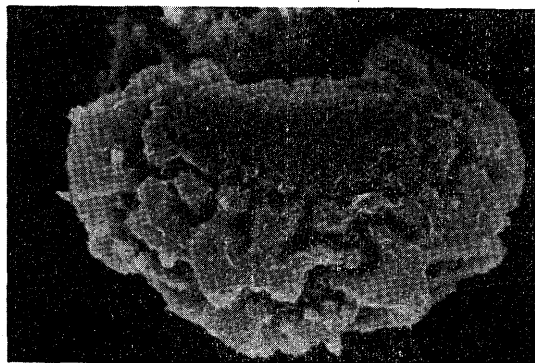


Fig. 3. SEM micrograph of a bilateral spore from 8-SMC type sporangium. Side view.

ハコネオオクジャクも無配生殖種とよべるものなのであろうか。胞子に発芽能力があることは Shimura (1962) によって明らかにされてはいるものの、Vida et al. (1970) が *Cheilanthes catanensis* で明らかにしたように 8-SMC 型の様式で形成される胞子、つまり一つの胞子のうにつき 32 個形成される胞子はかならずしも無配生殖をする配偶体になるとはかぎらないのである。

寒天培地にまかれた胞子は 10 日後にその約 7 % が発芽していた。この数値は観察された 8-SMC 型の頻度から予想されたものよりかなり大きなものであったが、恐らく 9～15-SMC 型の胞子形成で生じたものの一部も発芽したためであろう。まず 6～12 細胞の糸状体となるが、ほとんどの場合その先端の細胞は腺毛様となっている(図 4. 1, 2)。次いで基部の数細胞を除く糸状体細胞が一侧方のみで 2 次元成長をはじめ手斧形の前葉体となる(図 4. 3)。30～40 細胞期になると、斧の刃に相当する部位に細胞質の増大をとまわらない細胞分裂がくり返され、ここを中心に頂端湾入部 apical notch が分化し、次第に心臓形に近い前葉体となる(図 4. 4)。ここまでの発生過程はオンダ群に特有の、いわゆる “Aspidium type” である (Nayar and Kaur, 1971)。心臓形になったものはその後も中褥 cushion が形成されない。やがて頂端湾入部の一部分から 3～10 細胞幅の扁平な突起が形成される。これは Kanamori (1972) が *Pteris* や *Diplazium* で観察している頂端突起 apical process に相当するものだろう。この扁平な突起は不規則に裂けた 2 次前葉体ともよぶべきものに成長する(図 5. 1, 2)。この段階に達したものでは土台となった 1 次前葉体の細胞は淡黄色ないし淡褐色に変色し生活活性が低下していることをうかがわせる。比較的とのつた心臓形になる 2 次前葉体上にはしばしば少数の造精器が形成され、ごくまれには奇形的な造卵器もつくられる。発芽後 5 ヶ月を過ぎると不規則に裂けた 2 次前葉体の裂片の辺縁部に無性的に胚が形成される(図 5. 3)。胚の細胞は前葉体細胞よりはるかに小さく密な塊りとなっており、しかも色素をほとんど

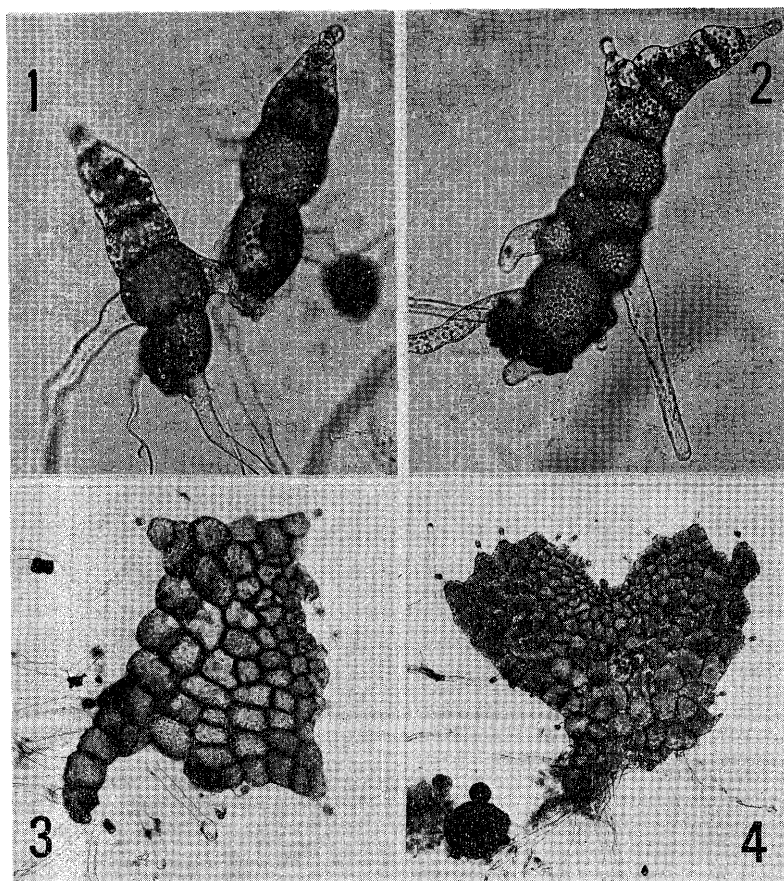


Fig. 4. 1 and 2. Early stages of development of gametophytes, 16 days old. 3. A tomahawk-shaped gametophyte, 29 days old. 4. The primary prothallium having an apical notch, 35 days old.

ど欠くため容易にその存在が確認できる。胚から生じる第一葉は普通2裂しており、羽状複葉となるのは第3葉以降である。図5.4は移植3年後の造胞体であり、明らかにハコネオオクジャクの特徴をそなえている。

結 論 以上のことから考えて、Kurata (1958) の指摘したようにハコネオオクジャクはオクマワラビとオオクジャクシダの雑種である可能性が高い。しかし、単に一時的に形成された、種社会からはじきだされた、次代を残すことのできない雑種ではない。自然界での増殖率はたいへん低いものの、確実に無配生殖をしようる雑種である。つまり、ベニシダやミサキカグマなどと同様一つのはっきりとした無配生殖種である。しかもわ

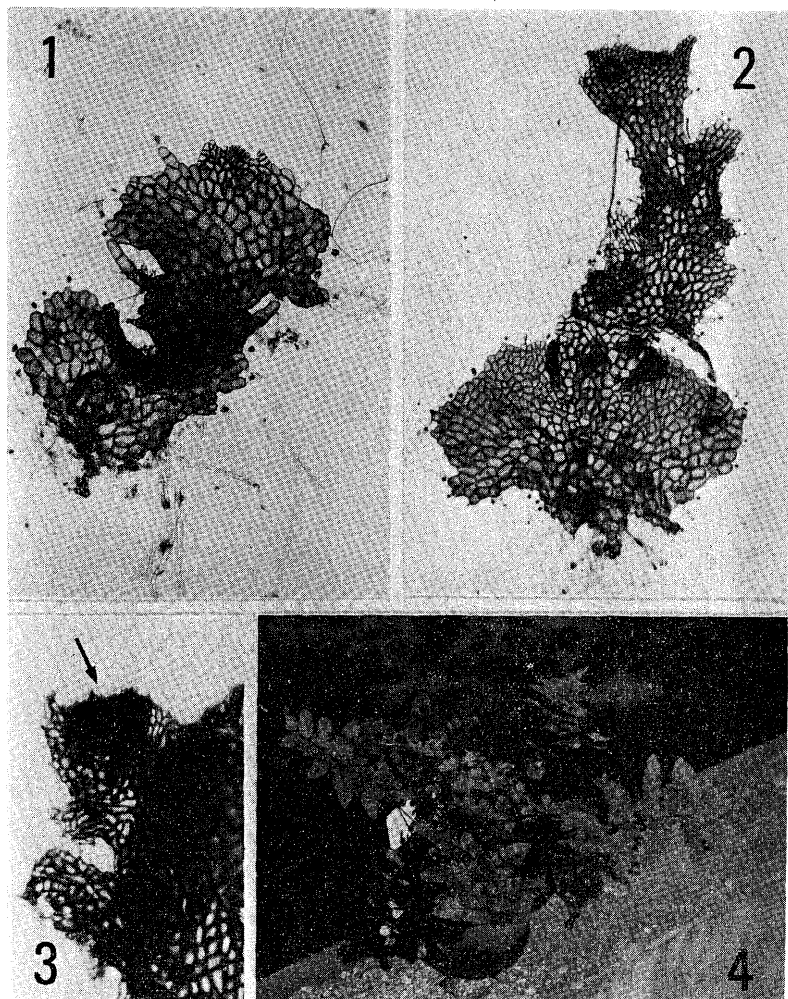


Fig. 5. 1 and 2. Development of the secondary prothallium, 78 days old. 3. An apogamous embryo on 6 months old secondary prothallium is indicated by arrow. 4. 3 years old sporophyte.

ずかながら受精能力があると思われる精子を形成するから、種社会の中では一方的ではあるが、遺伝子の供給者として種形成にかかわっている可能性がある。

自然界にみいだされる真正無配生殖をするシダにはことのほかトリプロイドがめだつが、これは Lovis (1977) もいうように、その出発点に交雑現象が存在したことをほのめかすものである。だが、ハコネオオクジャクのような低増殖率の無配生殖種が自然

淘汰により次第に増殖率を増し、やがてベニシダ・ミサキカグマ・オオバノイノモトソウなどのような 8-SMC 型の孢子形成をもつばらとする真正無配生殖種になるのか否かはまだわかっていない。

Summary

The life history of *Dryopteris* \times *hakonecola* Kurata (in Journ. Geobot. 7: 13, 1958) was studied. Kurata (1958) supposed it to be a hybrid between *D. dickinsii* and *D. uniformis*.

The meiosis of this fern was examined by Hirabayashi (1969), and he reported its high irregularity. He observed 32 bivalents and 100 univalent chromosomes at the first meiotic metaphase.

Sporogenesis of this fern, however, is very complicated in my material. There are three types of sporangia in a sorus. Most of sporangia contain 16 spore mother cells (16-SMC type). Sporangia of this type do not produce any fertile spores. The meiotic division in these sporangia is very irregular as observed by Hirabayashi (Fig. 1.4). A little under 2% of sporangia can produce fertile spores. Regularly 8 spore mother cells are contained in this type of sporangium (8-SMC type) and they give rise to 32 bilateral spores (Fig. 3). At the first meiotic division, 164 bivalent chromosomes are counted (Fig. 2). As in the root-tip cells, approximately 164 somatic chromosomes are observed, and the nuclei in such spore mother cells are the product of restitution. The formation of restitutive nucleus occurs at ana-telophase of the 4th archesporial cell division. The rest (about 20%) of sporangia is fundamentally abortive or semiabortive, and contains 9 to 15 spore mother cells resulted from the imperfect restitution (Fig. 1.3).

About 7% of randomly collected spores germinate on the culture media (0.2% agar in 1/10 th strength Knop's sol.) at 20-25°C. The early developmental process of gametophytes is identical with "Aspidium type" sensu Nayar and Kaul (1971). No cushion is formed, however, and a projection of 3 to 10 cells wide grows out from an apical notch. This thallus-like projection develops into irregularly lobed secondary prothallium (Fig. 5.1 and 2). After 5 months, apogamous embryos are formed on the marginal area of the prothalli, and they develop into normal sporophytes, secondary *D. \times hakonecola* (Fig. 5.4). So, this fern is not a temporary hybrid but an agamospecies.

References

- Bir, S.S. 1971. Cytologia 24: 269-281. Kanamori, K. 1967. Journ. Jap. Bot. 42: 111-118. — 1972. Sc. Rep. T.K.D. Sect B. 15: 1-21. Hirabayashi, H. 1967. Journ. Jap. Bot. 42: 44-48. — 1969. *ibid.* 44: 85-96. — 1974. Cytogeographic studies on *Dryopteris* of Japan. Hara Shobo, Tokyo. Kurata, S. 1958. J. Geobot. 7: 11-14. Kurita, S. 1962. J. Coll. Arts Sci., Chiba Univ. 3: 463-468. — 1967. Ann. Rep. Foreign Stud. Coll., Chiba Univ. 2: 57-61. Lovis, J.D. 1977. Adv. Bot. Res. 5: 229-440. Manton, I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophytes. Camb. Univ. Press, London. Mitui, K. 1965. Journ. Jap. Bot. 40: 117-124. — 1966. *ibid.* 41: 60-64. Momose, S. 1967. Prothallia of the Japanese ferns. Univ. Tokyo Press. Nayar, B.K. and Kaur, S. 1971. Bot. Rev. 37: 295-396. Shimura, Y. 1962. Bull. Ed. Fac., Shizuoka Univ. 13: 269-280. Vida, G. et al. 1970. Bauhinia 4: 223-253.

□A. Cronquist: **The evolution and classification of flowering plants.** pp. x + 2 + 396, 1978. Allen Pres., ¥ 2500. 1968 に Houghton Mifflin で出版したものを別刷版として出した。有名な Cronquist の顕花植物の大系である。それは前版とはほとんど同じであるが、2 頁程の Addendum にこの10年位に出した主な改良点を挙げ、あとは新著にゆずるとしている。たった2 ページだが新著がでるまでの主な控えに記しておきたい。化石の再検討は1968にはじまったが、この結果は System と合っている。ただ白堊紀の化石については再検討も必要という。

Baranova (1972) の気孔の型式を採用し、管束植物としては前報通り anomocytic が原始型だとするが、顕花植物では paracytic を原始型と考える。

被子植物の原始型では無托葉を重視したい。

hypanthium の造成は二系統ある。

XI 回の会議シャトルで、クラスの語尾は -opsida が再確認されたので Magnoliopsida, Liliopsida に改める。

Magnoliales は3つの群になり、Magnoliales, Laurales, Illiciales になる。

Picrodendraceae はトウダイグサ科に入れる。

Batales は Capparales の近くにうつし、Gyrostemonaceae もうつす。

Proteales は Fabaceae のすぐあとに動かす。

Theligoniaceae は Rubiaceae のとりにする。

Daphniphyllaceae は Hamamelidales の中にうつす。

新科 Saccifoliaceae を Gentianaceae のとりに置く。

Callitricaceae, Hydrostachyaceae 及び Hippuridaceae の三科をまとめて Lamiales のあとに Callitrichales を立てる。

Bromeliales と Zingiberales を Zingiberidae とし Commelinidae のあとにつづける。
(前川 文夫)